Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken

von

Prof. Dr. **Karl Grobben** in Wien,

c. M. k. Akad.

(Mit 3 Textfiguren.)

Unsere Kenntnisse der Morphologie und der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb des Formenkreises der Mollusken, welche auch im Systeme ihren Ausdruck finden, haben sich in den letzten Jahren durch zahlreiche Untersuchungen in vielfacher Weise geklärt. Auch einige von meinen im Verlaufe der letzten zehn Jahre erschienenen Publicationen beschäftigten sich mit einschlägigen Fragen, auf welche ich theilweise zurückkommen möchte, um den unterdessen gemachten Beobachtungen Rechnung zu tragen.

Amphineura.

Die ursprünglichsten unter den heute lebenden Mollusken sind die Placophoren und die Solenogastres, deren Zusammenfassung in eine Gruppe der *Amphineura* nach dem ursprünglichen Vorgange H. v. Ihering's[1] vollkommen gerechtfertigt erscheint. Auch wird der Ansicht Pelseneer's[2] und Hatschek's[3] zugestimmt werden müssen, dass unter den

[1] H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig, 1877.

[2] P. Pelseneer, Sur le pied de Chitonellus et des Aplacophora. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. T. XXII, 1890, p. 489—495.

[3] In der Vorbemerkung zur Publication von Jos. Blumrich, »Das Integument der Chitonen«. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 52, 1891, 404—406.

Amphineuren die Chitonen den Stammformen näher stehen als die Solenogastres.

Eine weiter hier in Betracht zu ziehende Frage betrifft die verwandtschaftlichen Beziehungen der Lamellibranchiaten, Gasteropoden, Scaphopoden und Cephalopoden.

Dass Lamellibranchier, Gasteropoden und Scaphopoden von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten sind, habe ich bei früherer Gelegenheit[1] bereits ausgesprochen: »Die Scaphopoden haben sich, wie auch Ihering annimmt, als besonderer Zweig aus einfachen Molluskenformen entwickelt; aus diesen haben auch die Acephalen und Schnecken als selbstständige Äste ihren Ursprung genommen.« Pelseneer[2] hat diese gemeinsame hypothetische Stammgruppe bezüglich ihrer Eigenthümlichkeiten genauer präcisirt und derselben die das Wesentliche im Charakter ausdrückende Bezeichnung »Prorhipidoglosse« gegeben. Ich folge der Annahme einer solchen Stammgruppe von Prorhipidoglossen als einer vollkommen zutreffenden.

Lamellibranchiata.

Was zunächst die Lamellibranchiaten anbelangt, so hat Pelseneer durch die Untersuchung der einfachsten Formen, der Nuculiden und Solenomyiden, gezeigt, dass die Stammformen der Lamellibranchiaten gleichfalls mit einem söhligen Fuss ausgestattet waren, dass sie im Bau der Kiemen, des Centralnervensystems und Urogenitalapparates mit den einfachsten Zuständen unter den Rhipidoglossen in Übereinstimmung sich befinden. Die Lamellibranchier haben auch die ursprüngliche Symmetrie der Prorhipidoglossen bewahrt. Pelseneer wirft die Frage ein, ob die Asymmetrie, welche bei den Nuculiden in der Rechtslagerung des Darmes und dem Vorhandensein eines bloss rechtsseitig gelegenen Siphonaltentakels

---

[1] K. Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arbeiten des zoolog. Inst. zu Wien, Bd. V, 1884, S. 55.

[2] P. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. de Biologie, t. XI, 1891, p. 283 u. ff.

besteht, nicht auf eine etwa bereits bei den Stammformen der Lamellibranchiaten vorhanden gewesene Asymmetrie hinweise. Mir schiene eine solche Annahme zu wenig begründet. Die Radula, welche den Prorhipidoglossen zukam, ist bei den Lamellibranchiaten rückgebildet, nur die Nuculiden zeigen eine rudimentäre Pharyngealhöhle, welche besonders bei *Leda* wohl entwickelt ist. Der söhlige Fuss, wie derselbe für die Prorhipidoglossen anzunehmen ist, hat sich unter den Lamellibranchiaten noch bei den Nuculiden, Solenomyiden und bei *Pectunculus* erhalten.

Wenn die sonstigen Eigenthümlichkeiten der Lamellibranchiaten in Betracht gezogen werden, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass diese Molluskengruppe einen besonderen Stamm vorstellt, der sich aus Prorhipidoglossen hervorgebildet hat, wie dies auch die Annahme Pelseneer's und Plate's[1] ist.

Was die Systematik der Lamellibranchiaten betrifft, so bietet dieselbe grosse Schwierigkeiten. Es sind verschiedene bemerkenswerthe Versuche gemacht worden, an Stelle der alten ganz künstlichen Eintheilungen ein natürliches System zu setzen.

Der erste solche Versuch stammt von Neumayr,[2] welcher auf Grund der Verschiedenheit des Schlosses folgende Gruppen bildete:

1. Ordnung. Palaeoconchae (Cryptodonten). 2. Ordnung. Desmodonten (*Pholadomyiden, Corbuliden, Myiden, Anatiniden, Mactriden, Paphiden, Glycimeriden, ? Soleniden*); Unterordnung Tubicolen. 3. Ordnung. Taxodonten (*Arciden. Nuculiden*). 4. Ordnung. Heterodonten (*Najaden, Cardiniden, Astartiden, Crassatelliden, Megalodontiden, Chamiden* [*Rudisten*] [*Tridacniden*], *Eryciniden, Luciniden, Cardiiden, Cyreniden, Cypriniden, Veneriden, Gnathodontiden, Telliniden, Donaciden*); Unterordnung *Trigoniden*. 5. Ordnung. Anisomyarier (Dysodonten). *A.* Heteromyarier (*Aviculiden, Mytiliden, Prasiniden,*

[1] L. Plate, Über den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrbücher, Abth. für Anat. und Ontogenie, V. Bd.

[2] M. Neumayr, Zur Morphologie des Bivalvenschlosses. Diese Sitzungsberichte, Bd. 88, 1883.

Pinniden). *B.* Monomyarier (*Pectiniden, Spondyliden, Anomiden, Ostreiden*).

In einer später folgenden Abhandlung nimmt Neumayr[1] die Aufstellung einer besonderen Ordnung der Schizodonten nach dem Vorgange Steinmann's für die Trigoniden an, und vereinigt in dieselbe noch die seiner Ansicht nach von Trigoniden abzuleitenden Najaden.

Eine viel ausführlichere, aus dem handschriftlichen Nachlasse durch E. Suess publicirte Studie Neumayr's[2] enthält einige weitere Abänderungen der früher vorgetragenen Ansichten.

Ein zweiter Eintheilungsversuch stammt von Pelseneer,[3] welcher auf Grund anatomischer Untersuchung eines reichen Materiales nach dem Bau der Kiemen die Lamellibranchiaten in fünf Subclassen brachte:

1. Protobranchiés (*Nuculidae, Solenomyidae*). 2. Filibranchiés (*Anomiidae, Arcidae, Trigoniidae, Mytilidae*). 3. Pseudolamellibranchiés (*Pectinidae, Aviculidae, Ostreidae*). 4. Eulamellibranchiés (*Submytilacea, Tellinacea, Veneracea, Cardiacea, Myacea, Pholadacea, Anatinacea*). 5. Septibranchiés (*Poromyidae, Cuspidariidae*).

Eine vielfach übereinstimmende Eintheilung der Lamellibranchiaten wurde von Menegaux[4] fast gleichzeitig mit Pelseneer vorgeschlagen. Menegaux theilt die Lamellibranchier in vier Ordnungen ein:

---

[1] M. Neumayr, Über die Herkunft der Unioniden. Diese Sitzungsber., Bd. 98, 1889.

[2] Beiträge zu einer morphologischen Eintheilung der Bivalven. Denkschriften der mathem.-naturw. Classe der kais. Akad. der Wissensch. in Wien, Bd. 58, 1891.

[3] Pelseneer, Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes (communication préliminaire). Bull. scientif. de la France et de la Belgique. T. XX, 1889. Ferner: Report on the Anatomy of the Deep-Sea Mollusca collected by H. M. S. Challenger in the years 1873—1876. The Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology, vol. XXVII, 1888. Sowie: Contribution à l'étude des Lamellibranches.

[4] A. Menegaux, Sur la branchie des Lamellibranches et sur sa comparaison avec celle des Scutibranches. Bull. Soc. Philom., 8. série, t. I, 1889; sowie: Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Besançon, 1890, p. 239.

1. Foliobranches (Nuculidés, Solénomyidés).

2. Filibranches (Mytilidés, Trigoniidés, Aviculidés, Arcadés, Pectinidés, Ostréidés).

3. Eulamellibranches (Naiadés, tous les Siphonés).

4. Septibranches (Poromyidés, Cuspidariidés).

Der von Menegaux auf S. 241 aufgestellte Stammbaum muss aber als unzutreffend bezeichnet werden.

Anknüpfend an meine Untersuchungen über *Cuspidaria cuspidata* habe ich[1] die Eintheilungen von Neumayr und Pelseneer erörtert und bin selbst zur Aufstellung eines Systems gelangt, welches aus der Verschmelzung der von Neumayr und Pelseneer aufgestellten hervorgegangen ist. Ich habe durch diese Erörterungen vor Allem zeigen wollen, dass es nicht möglich ist, auf Grund der Unterschiede in der Kiemenbildung, ebensowenig der Schlossbildung allein zu einer natürlichen Gruppirung zu gelangen. Das System, welches ich als dem damaligen Stande der Kenntnisse am meisten entsprechend ansah, ist folgendes:

Classe: **Lamellibranchiata.**

I. Subclasse: **Protobranchiata**
(Familien: *Vlastidae, Cardiolidae, Antipleuridae, Lunulicardiidae, Praecardiidae, Silurinidae, Protomyidae* [*Solenomya*], *Solenopsidae, Grammysiidae, Posidonomyidae, Daonellidae, Nuculidae*).

II. Subclasse: **Desmodonta**
(*Pholadomyidae, Myidae, Anatinidae, Panopaeidae, Septibranchia, Mactridae, Pholadidae, Gastrochaenidae*).

III. Subclasse: **Ambonodonta**

1. Ordnung: Eutaxodonta (*Arcidae*).
2. Ordnung: Heterodonta (*Astartidae, Crassatellidae, Chamidae, Lucinidae, Cardiidae, Tridacnidae, Cyrenidae, Cyprinidae,*

---

[1] K. Grobben, Beiträge zur Kenntniss des Baues von *Cuspidaria* (*Neaera*) *cuspidata* Olivi, nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. Arbeiten des zool. Inst. zu Wien, Bd. X, 1892, S. 42.

Veneridae, Solenidae, Tellinidae, Donacidae).
3. Ordnung: Schizodonta (*Trigoniidae, Najades*).
4. Ordnung: Anisomyaria (*Aviculidae, Mytilidae, Pinnidae, Pectinidae, Spondylidae, Ostreidae, Anomiidae*).

Ich fügte damals zum Schlusse noch bei, dass weitere Forschungen noch »manche Änderungen mit sich bringen« werden.

Es ist in der That eine Reihe von Untersuchungen erschienen, welche Änderungen der Neumayr'schen Auffassungen, denen ich mich im Wesentlichen angeschlossen habe, nothwendig erscheinen lassen.

Die erste, von Pelseneer aufgestellte Gruppe der Protobranchiés ist als eine natürliche aufrecht zu erhalten. Sie gründet sich vor Allem auf die Ausbildung der Kieme, welche doppelkammförmig ist und in dieser Gestalt einen ursprünglichen Kiementypus wiederholt. In diese Gruppe gehören die Nuculiden und Solenomyiden.

Unter die *Protobranchiata* wurden von mir auch die als Stammformen aller übrigen Lamellibranchiaten betrachteten Palaeoconchen Neumayr's aufgenommen, unter der mit Rücksicht auf diese Auffassung wohl statthaften Annahme, dass diese alten Formen bezüglich der Entwicklung der Kiemen mit den Nuculiden übereingestimmt haben werden, und unter Hinweis auf die von Neumayr erfolgte Beurtheilung der Solenomyiden, welche als »ein letztes, wenigstens im Bau der Schalen wenig modificirtes Überbleibsel der Palaeoconchen« zu betrachten sind.

Was die Bedeutung der Palaeoconchen als Stammformen der übrigen Lamellibranchiaten betrifft, so wies Fischer[1] darauf hin, dass den Palaeoconchen in den ältesten Faunen andere Muschelformen, Taxodonten und Heterodonten, vorausgehen, daher diese Thatsache die Neumayr'sche Auffassung der Palaeoconchen nicht bestätigt. Die Bedeutung der Palaeo-

---

[1] P. Fischer, Une nouvelle Classification des Bivalves. Journal de Conchyliologie, 1884, p. 119.

conchen ist weiters in neuerer Zeit von Frech[1] mit Rücksicht auf den Mangel genauerer zoologischer Kenntnisse, sowie gleichfalls unter Hinweis auf das geologische Auftreten der hiehergezählten Formen angefochten worden. Die Palaeoconchen sind nach Frech im höheren Obersilur sowie Devon zu finden, fehlen jedoch im Untersilur so gut wie gänzlich, wogegen bereits im mittleren Untersilur Nordamerikas und tieferem Untersilur in Böhmen Aviculiden (in Nordamerika *Avicula* und *Ambonychia*) und im tiefsten Untersilur Nuculiden (*Ctenodonta*) anzutreffen sind. Die Posidonien, sowie die Daonelliden (*Daonella, Halobia, Monotis*), welche Neumayr als wahrscheinlich zu den Palaeoconchen gehörig betrachtet, werden von Frech wieder zu den Aviculiden gestellt.

Frech zieht aus der geologischen Verbreitung jener Lamellibranchiatenformen den Schluss, »dass die typischen Palaeoconchen bei weitem jünger sind, als die ältesten Angehörigen der Taxodonten und Aviculiden«. »Es liegt somit von vorneherein näher, die Palaeoconchen als einen aberranten Seitenzweig dieser älteren Formen aufzufassen. An die Taxodonten erinnern in erster Linie die Reihenzähne, die einzigen Anzeichen einer Schlossbildung, welche bisher überhaupt beobachtet wurden«.

Es möge an dieser Stelle auch die ähnlich lautende Meinungsäusserung Pelseneer's[2] angefügt werden; »In fact, I regard his (nämlich Neumayr's) Palaeoconcha as arising from the Taxodonta (Arcacea), rather than as giving origin to them«.

Indessen ist auch wohl denkbar, dass die Palaeoconchen einen von Protobranchiern aus entstandenen ausgestorbenen Nebenzweig vorstellen, der sich, mit Rücksicht auf das geologische Vorkommen, später entwickelt hätte, als die Trennung der Aviculiden und vielleicht Heterodonten von Taxodonten

[1] Fr. Frech, Die devonischen Aviculiden Deutschlands. Ein Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der Zweischaler. Abhandlungen zur geol. Specialkarte von Preussen und der thüringischen Staaten. Bd. IX, Heft 3. Berlin, 1891, S. 247—252.

[2] Pelseneer, Report on the Anatomy of the Deap-Sea Mollusca etc., p. 39.

stattgefunden hat. Die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Solenomya* und der Nuculiden zu jenen alten Formen vermögen eine solche Auffassung zu rechtfertigen. Es würde dieser Auffassung entsprechen, die Palaeoconchen in die Gruppe der Protobranchiata zu stellen. Doch kann diese Einordnung wohl bloss als eine vorläufige anzusehen sein.

Die von Neumayr aufgestellte Gruppe der Desmodonten wurde in dem von mir in meiner früheren Publication versuchten Systeme angenommen. Zwar bemerkte ich schon damals, dass vor Allem »die verwandtschaftlichen Beziehungen der Desmodonten näher zu begründen sein« werden. Als eine Schwierigkeit für die Annahme des gesonderten Ursprunges der Desmodonten aus Palaeoconchen wurde von mir die im Typischen weitgehende Übereinstimmung der Kiemen der Desmodonten und Heterodonten, sowie die sich daraus ergebende Consequenz eines diphyletischen Ursprunges der Blattkieme hervorgehoben.

Die weitgehende Übereinstimmung der Kiemen, wie auch der übrigen Organisationsverhältnisse von Heterodonten und Desmodonten bestimmt mich, nunmehr mich der älteren, neuerdings von Pelseneer[1] vertretenen Auffassung, dass die Desmodonten von gewissen Heterodonten abstammen, anzuschliessen. Dazu kommt der bezüglich des Desmodontenschlosses von Bittner[2] an dem Schlosse von *Mactra* geführte Nachweis, dass sich dasselbe als Heterodontenschloss erweist, da der Λ-förmige Zahn der linken Klappe als ein Zahn, wie dies auch sonst geschah, und zwar als Spaltzahn, aufzufassen ist. »Die Mactriden scheinen«, schliesst Bittner, »nach alledem eben auch nichts anderes zu sein, als ein in einer bestimmten Richtung sich entwickelnder Zweig des grossen Stammes der Heterodonten«. Ob es überhaupt einen von Palaeo-

---

[1] Pelseneer, a. eben a. O., S. 39—40. Auch Fischer (l. c. S. 121) vermag bei der grossen Übereinstimmung im Bau zwischen Heterodonten und Desmodonten der Structur des Schlosses eine so hohe Bedeutung wie Neumayr nicht zuzuerkennen.

[2] A. Bittner, Über die systematische Stellung von *Mactra* und verwandten Gattungen. Verhandlungen der k. k. geol. Reichsanstalt, 1892, Nr. 9, S. 239—240.

conchen aus selbstständig entstandenen Desmodontenstamm gibt, erscheint damit nach Bittner in Frage gestellt.

Da mir selbst eine gesondert von Palaeoconchen aus entstandene Gruppe von Desmodonten kaum aufrecht zu erhalten scheint, handelt es sich nun um die Frage, wo und in welcher Weise die zu den Desmodonten gezählten Lamellibranchiatenformen im Systeme einzureihen sind, eine Frage, zu deren Beantwortung die Beurtheilung des Werthes der übrigen Lamellibranchiaten-Abtheilungen wird vorausgehen müssen.

In dem von mir aufgestellten Systeme habe ich eine dritte Subclasse als »Ambonodonta« eingeführt und in dieser die Ordnungen der *Eutaxodonta* (*Arcidae*), *Heterodonta*, *Schizodonta* und *Anisomyaria* vereinigt. Nach den neueren Erfahrungen scheinen mir indessen einige Änderungen hier nöthig.

Eine wohlcharakterisirte Gruppe bilden die Arciden, welche durch ihr eigenthümliches Schloss, das aus einer grösseren Zahl gleichmässig entwickelter Zähne besteht, unter den übrigen Ambonodonten ausgezeichnet sind. Diese Form des Schlosses erscheint zugleich als ein alter von den Protobranchiaten, und zwar den Nuculiden, ererbter Charakter. Mit Rücksicht auf die besondere Schlossform und den Umstand, dass dieselbe von Neumayr zur Bildung seiner Taxodontengruppe benutzt wurde, habe ich bereits in meiner früheren Abhandlung vorgeschlagen, die Arciden als *Eutaxodonta* zu bezeichnen, um damit zum Ausdruck zu bringen, dass der Umfang der Gruppe gegenüber den Taxodonten Neumayr's ein anderer geworden ist.

Eine natürliche Gruppe von Formen stellen uns ferner die *Anisomyaria* dar. Es ist mir im Anschlusse an Neumayr wahrscheinlich, dass die Aviculiden, welche die Ausgangsgruppe für die übrigen hiehergehörigen Formen bilden, von Taxodonten, und zwar Arciden abzuleiten sind. Als Übergangsformen werden von den Arciden Formen wie *Macrodon* in Betracht zu ziehen sein; unter den Aviculiden hat Neumayr *Pterinea* als ursprünglichen Typus betrachtet. Spätere Erfahrungen haben indessen gezeigt, dass die Gattung *Avicula* bereits im Untersilur auftritt, während das Vorkommen von

Pterinea im Silur »vorläufig noch als zweifelhaft anzusehen«[1] ist. Da bietet sich aber die bereits im Untersilur vorhandene Gattung *Cyrtodonta* als älterer Aviculidentypus mit Charakteren, welche einen Anschluss an die Arciden gestatten.

Die Untertheilung der Anisomyarier in *Heteromyaria* und *Monomyaria* gibt den verwandtschaftlichen Beziehungen der hier eingeordneten Formen nicht in richtiger Weise Ausdruck, wie ich bereits in meiner früheren Publication bemerkte;[2] auch Jackson[3] hat sich in diesem Sinne ausgesprochen. Ebenso hält Frech[4] mit Rücksicht auf den Umstand, dass *Avicula*, der wichtigste Vertreter der Heteromyarier, nur einen Adductor besitzt, für das beste, die Gegenüberstellung von Monomyariern und Heteromyariern zu beseitigen und letztere Bezeichnung für die ganze Gruppe von Lamellibranchiaten zu verwenden. Dem zuletzt erwähnten Vorschlage Frech's möchte ich nicht beitreten, sondern den Neumayr'schen Terminus »*Anisomyaria*« aus dem Grunde als zweckmässiger beibehalten, weil die Bezeichnung »*Heteromyaria*« schon für eine Gruppe anderen Umfanges verwendet wurde.

Was die von Neumayr aufgestellte Ordnung der Heterodonten anbelangt, so kann über die nähere Zusammengehörigkeit der hiehergezählten Formen kein Zweifel bestehen. Es erscheint aber als nothwendig, auch die zu den Desmodonten vereinigten Familien hier aufzunehmen. In die Gruppe der Heterodonten müssen ferner die in eine besondere Ordnung der Schizodonten zusammengefassten Trigoniden und Najaden, wie das Folgende zeigen wird, eingereiht werden.

Bekanntlich hat Neumayr in seiner ersten Publication die Trigonien als Unterordnung der Heterodonten aufgeführt, im Widerspruche mit seinem Stammbaumschema und dem Texte, in welchen ein selbstständiger Ursprung der Trigonien aus Palaeoconchen als wahrscheinlich angenommen wird. In seiner zweiten Publication dagegen kommt Neumayr zu dem Resul-

---

[1] Frech, l. c., S. 185.

[2] Grobben, Beiträge zur Kenntniss des Baues von *Cuspidaria* etc. S. 38.

[3] Rob. Tracy Jackson, Phylogeny of the Pelecypoda, the Aviculidae and their allies. Memoirs of the Boston Soc. of natur. hist. Vol. IV, 1890, p. 364.

[4] Frech, a. a. O., S. 207.

tate, dass die Trigonien auf Heterodonten, und zwar in Übereinstimmung mit Waagen auf *Curtonotus* zurückzuführen sind. Neumayr nimmt Steinmann's Vorschlag, den Schlosstypus der Trigonien als »schizodont« zu bezeichnen, sowie auch die Aufstellung einer besonderen Ordnung der Schizodonten für die Trigonien, an. In diese Ordnung sind jedoch nach Neumayr's Auffassung weiter noch die Najaden einzureihen, deren eigenthümliches Schloss von Neumayr auf jenes von *Trigonia* zurückgeführt wird.

Ich habe die Gruppe der *Schizodonta* in dem von mir versuchten Systeme der Lamellibranchiaten als Ordnung in dem ihr von Neumayr gegebenen Umfange angenommen.

Gegen die Gruppe der *Schizodonta*, sowie die Ableitung der Najaden von Trigoniden sind aber vielfach Einwände erhoben worden. So hat Amalizky[1] zuerst gegen diese Ableitung der Najaden Stellung genommen. Später zeigte Bittner,[2] »dass das „Schizodonten"-Schloss von *Trigonia* auch nichts anderes ist, als ein Heterodontenschloss«, und hält die Ableitung der Unioniden von Trigonien für eine unerwiesene Annahme. In einer in demselben Jahre erschienenen Publication von Amalizky[3] wird die von Neumayr versuchte Ableitung der Unionen gleichfalls als nicht gerechtfertigt bestritten. Amalizky betrachtet vielmehr die Anthracosiden als Stammformen der Unioniden und erblickt in denselben die »Palaeounionidae«. Endlich hat v. Wöhrmann[4] in Übereinstimmung mit Bittner nachgewiesen, dass das sogenannte schizodonte Schloss der Trigoniden vom heterodonten Schloss bei Annahme eines Spaltzahnes in der linken Klappe wesentlich nicht abweicht, wie aus einem Vergleiche der Zahnformeln hervorgeht, und ebenso-

---

[1] Amalizky, Zur Frage der Abstammung der Unioniden. Sitzungsber. der biol. Abtheilung der Warschauer naturhist. Gesellschaft, 1891 (citirt nach v. Wöhrmann).

[2] Bittner, a. a. O., S. 234 und 241.

[3] W. Amalizky, Über die Anthracosien der Permformation Russlands, Palaeontographica, XXXIX. Bd., 1892, S. 201 – 202.

[4] S. Frh. v. Wöhrmann, Über die systematische Stellung der Trigoniden und die Abstammung der Nayaden. Jahrbuch der k. k. geol. Reichsanstalt, Wien. Jahrgang 1893, 43. Bd., S. 27 und 20.

wenig bei Unioniden eine schizodonte, sondern gleichfalls heterodonte Bezahnung vorliegt. v. Wöhrmann leitet die Najaden von der marinen Gattung *Trigonodus* als Stammform ab, und vereinigt diese Gattung in die Najadenfamilie. Durch *Trigonodus* sind die Najaden aber auch mit den Trigoniden enge verbunden, da *Trigonodus* sich von *Myophoria* abgezweigt hat.

Aus diesen Untersuchungen ergibt sich jedenfalls, dass die Ordnung der Schizodonten aufzulassen ist, und Trigoniden und Najaden wieder als gesonderte Familien zu den Heterodonten gestellt werden müssen. Es ergibt sich aber weiter auch, dass, wenngleich an eine directe Abstammung der Unionen von *Trigonia* nicht gedacht werden kann, doch Najaden und Trigoniden auf *Myophoria* unter den letzteren als gemeinsame Wurzelform zurückgeführt werden können. Damit hat sich die Grundidee einer Verwandtschaft der Unioniden mit Trigoniden als richtig erwiesen, wenn auch die specielle Anknüpfung eine unrichtige war.

Gleichwie aber Trigoniden und Najaden am besten in die grosse Gruppe der Heterodonten eingeordnet werden, sind in Consequenz der früheren Erörterung auch die zu den Desmodonten vereinigten Familien unter die Heterodonten aufzunehmen.

Versuchen wir nun als Ausdruck der neueren Forschungen ein System der Lamellibranchiaten aufzustellen, so würde sich dasselbe meiner Ansicht nach folgendermassen gestalten:

Subclasse: **Lamellibranchiata.**

I. Ordnung: **Protobranchiata.** Mit doppelkammförmiger Kieme. Schalenschloss zahnlos oder mit ineinandergreifenden Auszahnungen der Schlossränder, oder taxodont.

Familien: *Nuculidae, Solenomyidae.* Hieher auch die Palaeoconchenfamilien (*Vlastidae, Cardiolidae, Antipleuridae, Lunulicardiidae, Praecardiidae, Silurinidae, Protomyidae, Solenopsidae, Grammysiidae, ?Posidonomyidae, ?Daonellidae*).

II. Ordnung: **Autolamellibranchiata.** Mit doppelblattförmiger Kieme.

1. Unterordnung: **Eutaxodonta.** Mit taxodontem Schloss. Familie: *Arcidae.*

2. Unterordnung: **Heterodonta.** Schloss heterodont, kann in Folge von Rückbildung auch fehlen.
Familien: *Trigoniidae, Najades, Astartidae, Crassatellidae, Chamidae, Lucinidae, Cardiidae, Tridacnidae, Cyrenidae, Cyprinidae, Veneridae, Solenidae, Donacidae, Tellinidae, Mactridae, Myidae, Pholadomyidae, Anatinidae, Panopaeidae, Septibranchia, Pholadidae, Gastrochaenidae.*

3. Unterordnung: **Anisomyaria.** Schlosszähne fehlen; wenn vorhanden, isodont oder unregelmässig. Zwei sehr ungleiche oder bloss ein einziger Schliessmuskel.
Familien: *Aviculidae, Mytilidae, Pinnidae, Pectinidae, Spondylidae, Ostreidae, Anomiidae.*

In Stammbaumform werden die verwandtschaftlichen Beziehungen der grossen Abtheilungen der Lamellibranchier in folgender Weise erscheinen.

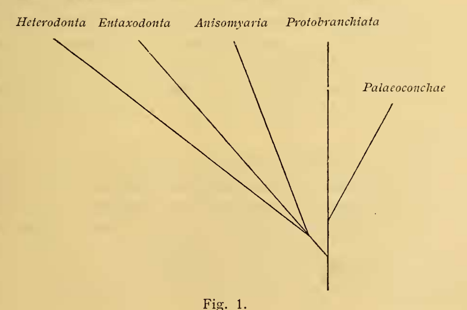


Fig. 1.

Als phylogenetisch älteste Gruppe sind die Protobranchiaten zu betrachten, welche in einer Anzahl von Repräsentanten bis in die heutige Lebewelt sich erhalten haben. Von diesen sind die übrigen Formen entsprungen. Die Palaeoconchen erscheinen in dem obenstehenden Stammbaum als besonderer Seitenzweig der Protobranchiaten, welcher der Zeit nach sich erst nach der Trennung der Aviculiden und Heterodonten aus Taxodonten entwickelt hat. Für die Eutaxodonten, Anisomyarier und Heterodonten wurde mit Rücksicht auf die Blattform der Kieme und die Beziehung der Schlossformen ein gemeinsamer Ursprung angenommen. Aus diesem Grunde erscheinen im Systeme diese drei Abtheilungen in eine grosse Gruppe der *Autolamellibranchiata* zusammengefasst und den *Protobranchiata* als Ordnung gegenübergestellt. Für die Arciden wurde die Neumayr'sche Bezeichnung »*Taxodonta*« als Bezeichnung der Unterordnung in »*Eutaxodonta*« verändert, weil taxodonte Schlösser auch den Nuculiden zukommen, und überdies der Umfang der Taxodontengruppe Neumayr's durch Ausscheidung der Nuculiden ein anderer geworden ist. Für die Heterodonten wurde die Bezeichnung Neumayr's beibehalten, obgleich der Umfang dieser Unterordnung sich um vieles vergrössert hat.

Solenoconchae.

Die systematische Stellung der Solenoconchen innerhalb des Thierkreises der Mollusken ist sehr verschieden beurtheilt worden. Ohne die gesammte Literatur hier anführen zu wollen, sei nur im Allgemeinen hervorgehoben, dass die Solenoconchen bald den Lamellibranchiaten, bald den Gasteropoden zugezählt wurden, nach einer dritten Ansicht eine besondere Gruppe zu bilden haben.

Die letztangeführte Ansicht ist auch die meinige. Sie entspricht meiner bereits früher in Übereinstimmung mit v. Ihering geäusserten Auffassung, dass die Solenoconchen als besonderer Zweig aus einfachen Molluskenformen hervorgegangen sind. Aus diesen Urformen haben auch die Lamellibranchier und Gasteropoden ihren Ursprung genommen, woraus die Beziehungen der Solenoconchen zu den Gasteropoden und

Lamellibranchiaten zu erklären sind. Ich habe jedoch weiter zu zeigen versucht, dass die Solenoconchen einen näheren Vergleich mit den Cephalopoden zulassen, aus welchem geschlossen werden könne, dass die Solenoconchen als der grabenden Lebensweise angepasste Reste von Formen zu betrachten sind, von denen auch die Cephalopoden ihren Ursprung genommen haben.[1]

Die Gründe für meine Ansicht wurden von mir alle angeführt. Das wichtigste Argument für dieselbe war der versuchte Nachweis, dass die Cirrhen von Dentalien und die Kopfarme der Cephalopoden homolog, und letztere gleichfalls Anhänge des Kopfes sind. Die Untersuchungen in neuerer Zeit waren dieser Auffassung nicht günstig. Ich muss gestehen, dass ich ganz abgesehen von der Frage nach der Zugehörigkeit der Cephalopodenarme zum Kopfe oder Fusse eine Homologisirung der Solenoconchencirrhen und Cephalopodenarme nicht für wahrscheinlich halte und damit auch nicht mehr eine engere Verwandtschaft zwischen Solenoconchen und Cephalopoden annehme.

Gegen die von mir angenommene Verwandtschaft der Solenoconchen mit den Cephalopoden ist in neuerer Zeit auch Plate[2] aufgetreten, welcher mit Pelseneer[3] die Solenoconchen von Prorhipidoglossen ableitet, im Systeme aber als Ordnung in die Gasteropodenclasse gestellt sehen möchte, um die näheren Beziehungen zu den Rhipidoglossen damit besser zum Ausdruck zu bringen. Die Ableitung der Solenoconchen von Prorhipidoglossen erscheint mir zutreffend. Doch vermag ich Plate nicht beizustimmen, dass die Solenoconchen sich erst an dem von Prorhipidoglossen zu den Rhipidoglossen

---

1 Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat etc. der Cephalopoden; sowie: Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Arbeiten des zool. Institutes zu Wien. Bd. VII, 1886. Vergl. ferner: Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, I. Jahresversammlung zu Leipzig, 1891, S. 64.

2 Plate, a. a. O., S. 374.

3 Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches; sowie: La classification générale des Mollusques. Bulletin scientif. de la France et de la Belgique, t. XXIV, 1892.

führenden Stamm abzweigten, sondern möchte dieselben in Übereinstimmung mit Pelseneer als besonderen Ast, der sich aus Prorhipidoglossen entwickelt hat, ansehen. Pelseneer betrachtet aus diesem Grunde die Solenoconchen als besondere, den Lamellibranchiaten und Gasteropoden gleichwerthige Molluskengruppe, eine Ansicht, welche auch von mir stets vertreten wurde.

Bezüglich der Morphologie des Fusses der Solenoconchen seien nur noch einige Bemerkungen beigefügt. Der mit einer von Papillen besetzten Scheibe endende Fuss der Siphonopoden ist dem söhligen Fusse von *Solenomya* vergleichbar und als die phylogenetisch ältere Fussform, wie auch bereits Plate mit Recht hervorhob, anzusehen. Was den Fuss der Scaphopoden betrifft, so habe ich bei dem von mir versuchten Vergleiche des Dentaliumkörpers mit jenem der Cephalopoden die Seitenlappen des Fusses als Epipodien gedeutet, bin jedoch seither in dieser Deutung schwankend geworden, worüber ich mich auch gelegentlich äusserte.[1] Plate[2] betrachtet die Seitenlappen des Dentaliumfusses als secundäre Bildungen. Obgleich ich diese Ansicht nicht von der Hand weisen möchte, will ich doch auf die Möglichkeit hinweisen, dass diese Seitenlappen des Fusses vielleicht aus seitlichen Theilen einer Fusssohle, wie wir sie bei Nuculiden sehen, hervorgegangen sind, und der mediane Fusstheil dem zapfenförmig vorgewachsenen Mitteltheil der Fusssohle entspricht.

Gasteropoda.

Die Gasteropoden weisen als Merkmale, in denen sie alle übereinstimmen, auf: söhligen Fuss, einfache Schale und Störung der Symmetrie am Eingeweidesack in Folge von Drehung desselben.

Der söhlige Fuss erscheint in allen Gruppen. Wie ich in Wiederaufnahme der Auffassung Souleyet's gezeigt habe,[3]

---

[1] Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, 1891, S. 63.

[2] Plate, a. a. O., S. 372.

[3] Grobben, Zur Morphologie des Fusses der Heteropoden. Arbeiten des zoolog. Institutes zu Wien, Bd. VII, 1887; sowie: Zur Morphologie des Pteropodenkörpers. Ibid. Bd. VIII, 1889.

ist auch bei Heteropoden und Pteropoden die Fusssohle in einigen Fällen noch erhalten.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit wieder auf den verbreiterten Fuss von *Ancillaria* und *Oliva* zu sprechen kommen, dessen Seitentheile nach aufwärts geschlagen getragen werden. Diese beiden Prosobranchier schwimmen auch durch Schlagen der Seitentheile des Fusses. Ich habe diese Seitentheile des Fusses mit Rücksicht auf ihre Gestalt und die Art ihrer zeitweiligen Verwendung früher einmal[1] im Anschlusse an die Epipodien der Pteropoden und Opisthobranchier erwähnt, jedoch mit dem Zusatze, dass »soweit ich den bestehenden Abbildungen entnehme, die Seitentheile nicht flossenförmig entwickelt« sind und »höchstens die ersten Anfänge eines Hervortretens der Seitentheile des Fusses« zeigen. Ich habe mir seither die Ansicht gebildet, dass der verbreiterte Fuss von *Oliva* und *Ancillaria* wahrscheinlich bloss auf eine mächtige Vergrösserung der Sohle selbst zurückzuführen ist und es sich hiebei nicht um Anfänge von Epipodien handelt. Aus der Untersuchung eines conservirten, allerdings stark contrahirten Exemplares von *Oliva ispidula* glaube ich dieser Ansicht einige Stütze geben zu können, wenngleich natürlich noch die Beobachtung des lebenden Thieres von Wichtigkeit wäre.

Die Drehung des Eingeweidesackes von hinten nach vorn, sowie die Aufrollung desselben sind weitere für die Gasteropoden charakteristische Bildungen. Über die Ursache der Drehung und Aufrollung des Eingeweidesackes sind verschiedene Ansichten geäussert worden. So hat Simroth[2] als Ursache der asymmetrischen Aufwindung der Gasteropoden die Copula angesehen: »Somit ist das Schneckenhaus gewunden, weil die Thiere zur Begattung vorgeschritten sind«. Zutreffender ist der von Lang gemachte Erklärungsversuch. Lang[3]

---

[1] Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat etc. der Cephalopoden, S. 64.

[2] H. Simroth, Über einige Tagesfragen der Malacozoologie, hauptsächlich Convergenzerscheinungen betreffend. Zeitschrift für Naturwiss. Halle a. S. 1889, S. 93—94.

[3] A. Lang, Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden. Vierteljahrsschrift der naturforsch. Gesellsch. in Zürich, 1891. Zürich 1892.

hat die Drehung und Aufrollung des Eingeweidesackes mit der Entwicklung einer hohen thurmförmigen Schale, welche nach links hinüberneigte, in Zusammenhang gebracht, eine Erklärung, welche ein mechanisch wirksames Moment in die Betrachtungsweise einführt. Lang hebt mit Recht hervor, dass die Aufrollung des Eingeweidesackes in eine rechtsgewundene Schraubenfläche mit der Drehung in innigem Zusammenhange erfolgt sei. Auch nach Bütschli [1] »lässt sich ein gewisser Zusammenhang der Torsion des Eingeweidesackes mit der übrigen Asymmetrie nicht leugnen«, wenngleich nach seiner Betrachtung »ein directer Zusammenhang derselben mit der übrigen Asymmetrie nicht zu existiren« scheint. Dass die spirale Aufrollung des Eingeweidesackes mit der Drehung desselben in innigem Zusammenhang erfolgt ist, war stets meine Ansicht. Ich bin in dieser Meinung durch jene Fälle, wo Rechtsdrehung und Linksaufrollung des Eingeweidesackes bei Gasteropoden vorkommen (so bei *Lanistes, Limacina*, Larven der Cymbuliiden), erschüttert worden.[2] Die damals störenden Fälle haben seither durch Simroth,[3] v. Ihering[4] und Pelseneer[5] ihre Erklärung in der Weise gefunden, dass es sich in den genannten Formen nicht um linksgewundene, sondern um falsch-linksgewundene, oder wie sie von v. Ihering bezeichnet werden, ultra-dextre Gasteropoden handelt.

Als Beweis dafür, dass die Drehung und Aufrollung des Eingeweidesackes mit einander zusammenhängen, galt für mich stets das Verhalten des Eingeweidesackes bei einer Anzahl Opisthobranchier, Pulmonaten und thecosomer Pteropoden. Bei letzteren sehen wir den Eingeweidesack sich geradestrecken und zugleich Rückdrehung desselben eintreten, so

---

[1] O. Bütschli, Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gasteropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphol. Jahrb. Bd. XII, 1886, S. 219.

[2] Grobben, Zur Morphologie des Pteropodenkörpers, S. 3.

[3] Simroth, a. a. O., S. 88.

[4] H. v. Ihering, Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. T. XXIII, 1891, p. 180.

[5] Pelseneer, Sur la dextrorsité de certains Gastropodes dits »sénestres«. Bull. des séances de la Société roy. Malacol. de Belgique. T. XXVI, 1891.

dass die Mantelhöhle nach hinten zu liegen kommt. Bei Opisthobranchiern wieder geht Rückdrehung des Eingeweidesackes mit Abflachung und Rückbildung desselben parallel (Doris), und das gleiche gilt für die Onchidien unter den Pulmonaten.

Lang vertritt die Auffassung, dass bei den Opisthobranchiern der Pallealcomplex die Medianebene vorne nirgends überschritten habe.

In diesem Punkte vermag ich mit Lang, wenigstens bezüglich des phylogenetischen Vorganges, nicht übereinzustimmen.

Nach der von Lang entwickelten Auffassung ist die Rückbildung der linksseitigen Organe des Pallealcomplexes aus dem grösseren Drucke zu verstehen, welcher linkerseits bereits auf die noch hinterständige Mantelhöhle eines nach links geneigten Eingeweidesackes ausgeübt wird. Dadurch gelangen die linksseitigen Organe des Pallealcomplexes in ungünstigere Verhältnisse, welche während der Drehung des Eingeweidesackes nach vorn weiter bestehen und zu Rückbildung und Schwund der linksseitigen Organe des Pallealcomplexes führen. Nach dieser Darstellung Lang's ist es also nicht nöthig, dass die Drehung des Eingeweidesackes bis nach vorn vollzogen sein musste, um die Rückbildung der linksseitigen Organe zu erklären.

Auf diese Weise kann, wie ich zugebe, die Rückbildung der linksseitigen Organe des Pallealcomplexes erklärt werden. Doch möchte ich darauf hinweisen, dass die Rückbildung der ursprünglich links gelegenen paarigen Organe des Pallealcomplexes bei Annahme einer früher vollständigeren Drehung des Pallealcomplexes nach vorn, wie wir eine solche bei Prosobranchiern sehen, besser verständlich ist. Zur weiteren Begründung sei auf die zygobranchien Rhipidoglossen verwiesen, welche bezüglich ihrer primitiven Gasteropoden-Eigenthümlichkeiten auch als den Stammformen der Opisthobranchier sehr nahestehend anzusehen sind. Ich möchte deshalb die Verhältnisse bei den heute lebenden Opisthobranchiern so beurtheilen, dass bei ihnen schon wieder eine theilweise Rückdrehung des Eingeweidesackes stattgefunden hat und damit auch die Chiastoneurie der Stammformen aufgehoben wurde. Es gibt ja

unter den heute lebenden Opisthobranchiern nur wenige Formen mit umfangreicherem gedrehten Eingeweidesack, und die Tendenz zur Verkleinerung und zur Rückdrehung ist in dieser ganzen Gasteropoden-Ordnung offenbar.

Mit der hier entwickelten Auffassung stehen die mir erst jüngst bekannt gewordenen Beobachtungen Bouvier's[1] und Pelseneer's[2] in Übereinstimmung. Danach existirt bei *Actaeon* unter den Opisthobranchiern Chiastoneurie der Eingeweidenervenschlinge und Prosobranchie. Aus diesen Thatsachen zieht Bouvier den Schluss, dass *Actaeon* einen natürlichen Übergang zwischen Prosobranchiern, Opisthobranchiern und Pulmonaten bildet, und Pelseneer gelangt[3] zu einer mit meinen Anschauungen übereinstimmenden Auffassung, nach welcher *Actaeon* die gemeinsame Wurzel für Opisthobranchier und Pulmonaten vorstellt, aber auch die Verbindung zwischen Streptoneuren (Prosobranchiern) sowie Euthyneuren (Opisthobranchiern und Pulmonaten) bildet, und wonach die Euthyneuren von Streptoneuren abzuleiten sind.

Was die Pulmonaten betrifft, so gehören sie demselben grossen Stamm an, aus welchem auch die Opisthobranchier entsprungen sind. Bei ihnen ist aber, Fälle von Rückbildung abgesehen, ein mächtiger, spiraliger Eingeweidesack entwickelt und der Pallealcomplex ziemlich weit nach links hinübergedreht, so dass Prosopneumonie vorhanden, dabei aber doch keine Chiastoneurie des Nervensystems ausgebildet ist. Zur Erklärung dieser Combination von Eigenthümlichkeiten scheint mir die Annahme geboten, dass die Pulmonaten von Formen abzuleiten sind, bei denen der Eingeweidesack in Rückdrehung begriffen war, was auch mit dem oben von den Opisthobranchiern Gesagten, sowie der gemeinsamen Abstammung von Pulmonaten und Opisthobranchiern übereinstimmen würde. Aus einer solchen Stammgruppe der Pulmonaten mit so weit rück-

---

[1] Bouvier, Société philomatique de Paris. Séance du 24. Déc. 1892 (citirt nach Pelseneer).

[2] P. Pelseneer, Report on the Pteropoda (the Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology part. LXVI); sowie: Sur la genre Actaeon. Bull. des séances de la Soc. roy. Malacologique de Belgique, t. XXVIII, 1893.

[3] Pelseneer, a. zuletzt a. O.

gedrehtem Eingeweidesack, dass die Chiastoneurie der Rhipidoglossen-Stammform aufgelöst war, haben sich Formen entwickelt, bei denen dann später Verkürzung der nicht mehr gedrehten Visceralcommissur eingetreten ist. Was die im Gegensatze zu den Opisthobranchiern mächtige Entwicklung und auch weitgehende Drehung des Eingeweidesackes anbelangt, so ist dabei an zwei Möglichkeiten für das Verständniss dieser Erscheinung zu denken: Entweder die Pulmonaten sind von Formen mit noch stark gedrehtem, wenn auch schon in theilweiser Rückdrehung befindlichem Eingeweidesack entstanden, oder aber der Eingeweidesack der Pulmonaten-Stammform war ein weniger entwickelter, die Rückdrehung desselben eine stärkere als bei den heute lebenden Formen und die mächtige Entwicklung und Drehung des Eingeweidesackes bei den heutigen Pulmonaten ist als eine spätere secundäre Erscheinung, als Wiederaufnahme der alten Torsion (vielleicht im Zusammenhange mit einer Vertiefung der Athemhöhle) aufzufassen. Unter diesen beiden Möglichkeiten scheint mir die erstere die grössere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.

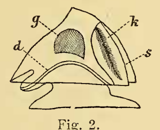


Fig. 2.
Schematische Darstellung eines Gasteropoden mit noch ungedrehtem Eingeweidesack und mit Mantelschlitz.
d Darm, *g* Geschlechtsdrüse, *k* Kieme, *s* Mantelschlitz.

Ich muss Lang vollkommen beistimmen, wenn er die flachen Formen der Rhipidoglossen (*Haliotis*, *Fissurella* etc.) von Formen mit hoher, spiralig gewundener Schale ableitet. Dass die Schlitzbildungen an Mantel und Schale der zygobranchien Rhipidoglossen einen alten Charakter vorstellen, wie ich dies früher bereits hervorgehoben habe, wird wohl als zutreffend angesehen werden können. Es wurde aus diesem Grunde von mir in der damals [1] beigegebenen schematischen Figur einer Gasteropodenstammform mit noch ungedrehtem Eingeweidesack der Mantel hinten mit einem Schlitz versehen dargestellt. In jenem Schema (vergl. obenstehende Copie desselben) ist der Schlitz so weit

[1] Grobben, Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden, S. 16.

geführt, als die Mantelhöhle reicht, diese aber als nicht bis an die Spitze des Eingeweidesackes reichend angenommen. Ich möchte auf die Besonderheiten in meinem Schema nochmals aus dem Grund zu sprechen kommen, weil sowohl von Lang,[1] als von Plate[2] Schemen solcher Gasteropodenstammformen veröffentlicht wurden, welche von dem meinigen abweichen. Bei Lang wird die Ausdehnung des Schalenschlitzes bis an die Spitze des Rückens, also in viel grösserer Ausdehnung angenommen. Plate dagegen sieht wieder von dem Mantelschlitze in seinem Schema ab. Er stellt ferner die obere Öffnung des Mantels von *Dentalium* als secundären Durchbruch dar und betrachtet die apicale Öffnung im Mantel von *Fissurella* als nicht direct homolog, sondern nur als analog dem hinteren Mantelporus von *Dentalium*, »da erstere vor, letztere hinter der Eingeweidemasse des Rückens liegt.« Die oberen Mantelöffnungen von *Dentalium* und *Fissurella* müssen aber als homolog angesehen werden, und der von Plate vorgebrachte Grund für blosse Analogie kann nur dem Übersehen des Umstandes zugeschrieben werden, dass bei *Dentalium* in Folge der Erhaltung der ursprünglichen Symmetrie die obere Mantelöffnung hinter dem Eingeweidesack liegt, während sie bei *Fissurella* vor demselben liegen muss, da der Eingeweidesack hier nach vorn gedreht ist.

Den Vorzug des von mir gegebenen Schemas möchte ich noch in Kürze begründen.

Der eine Vorzug meines Schemas liegt meiner Ansicht nach darin, dass die Ausdehnung der Mantelhöhle nicht bis an die Spitze des Eingeweidesackes angenommen wurde, somit auch der der Annahme nach vorhandene Mantel- (beziehungsweise Schalen-) Schlitz nicht bis zur Spitze des Körpers reicht. Die Richtigkeit dieser Darstellung wird durch die von Boutan[3] beobachteten Entwicklungsstadien von *Fissurella* bestätigt. Die Schale der Larve ist anfänglich ganzrandig, und bedeckt den Eingeweidesack. Sie ist noch ganzrandig zu einer Zeit, wo

---

[1] Lang, l. c., S. 5.

[2] Plate, a. a. O., S. 362.

[3] L. Boutan, Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. expérim. 2. série, t. III, Suppl. 1885.

bereits die erste Anlage der Kiemenhöhle zu finden ist. Der Schalenschlitz tritt erst in einem späteren Stadium auf, wenn die Kiemen sich anlegen. Es weist dies darauf hin, dass auch in der phylogenetischen Reihe die Schale anfänglich schlitzlos war und erst später der Schlitz an Mantel und Schale sich entwickelte. Der Anfangstheil der Schale blieb, wie sich vermuthen lässt, so lange schlitzlos, als die Mantelhöhle nur erst wenig vertieft war und die Kiemen vielleicht noch äusserlich hervorragten; die Schale bedeckte zu dieser Zeit somit vornehmlich bloss den die Spitze des Körpers einnehmenden Eingeweidesack. In meinem Schema wird die Spitze des Körpers gleichfalls als vom Eingeweidesack eingenommen dargestellt, was mit den auf Grund der ontogenetischen Erscheinungen anzunehmenden phylogenetischen Vorgängen in vollem Einklange steht.

Für einen zweiten Vorzug meines Schemas erachte ich den Umstand, dass der Eingeweidesack der Gasteropoden-Stammform mit der Spitze nach vorn gekrümmt dargestellt ist. Es wird auch im Texte dieser Punkt ausdrücklich hervorgehoben und begründet. Der betreffende Passus [1] lautet: »Ursprünglich mögen die Kiemen frei in das umgebende Medium hineingeragt haben. Später wurden dieselben jedoch bei einer ansehnlicheren Grössenentwicklung in die Mantelhöhle zu ihrem besseren Schutze aufgenommen. In Folge dessen wird sich erst die ursprünglich um die ganze Fussbasis gleichförmig entwickelte Mantelhöhle im Umkreise der Kiemen vergrössert haben, und mag mit dieser besonders in die Höhe stattfindenden Ausdehnung der Mantelhöhle an der hinteren Körperseite die Erhebung des Eingeweidesackes und Aufrichtung desselben gegen vorn im Zusammenhang stehen«.

Es geht aus der citirten Stelle hervor, dass ich als ersten Anstoss zur Krümmung des Eingeweidesackes die zunehmende Erhebung der Kiemenhöhle ansehe. In gleichem Sinne hat sich Bütschli [2] fast gleichzeitig geäussert: »Es scheint fast, als wenn mit diesem schiefen Einwachsen der Mantelhöhle die

---

[1] Grobben, a. zuletzt a. O., S. 16—17.

[2] Bütschli, a. a. O., S. 218.

erste Anlage zu der Torsion des Eingeweidesackes gegeben wäre«. Der Unterschied meiner Annahme gegenüber liegt bloss darin, dass ich eine beginnende Krümmung des Eingeweidesackes bereits der ungedrehten Stammform zuschreibe, Bütschli hingegen dieselbe an der gedrehten Form sich ausbilden lässt.

Dass ich die Ursache für die Krümmung des Eingeweidesackes, somit den ersten Beginn der Aufrollung, in der Erhebung der Kiemenhöhle sehe, scheint einen Widerspruch mit dem früher Gesagten zu enthalten. Es wurde nämlich früher von mir betont, dass die spiralige Aufrollung und die Drehung des Eingeweidesackes als mit einander erfolgte Erscheinungen zu betrachten sind. Ich muss zur Ergänzung und Behebung des scheinbaren Widerspruches hiezu bemerken, dass vor Allem die Asymmetrie der Torsion (nach rechts), wohl aber auch die hohe Ausbildung der Torsion bei den Gasteropoden mit der Rechtsdrehung des Eingeweidesackes zusammenhängt.

Cephalopoden.

Die Morphologie des Körpers und die Stammesverwandtschaft der Cephalopoden bieten viele Schwierigkeiten. Ohne auf alle diesbezüglichen Ansichten näher eingehen zu wollen, möchte ich bloss auf die in letzter Zeit veröffentlichten Ansichten bezüglich der Ableitung der Cephalopoden kurz zu sprechen kommen.

Ich selbst habe die Cephalopoden, wie bereits bei Besprechung der Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen erwähnt wurde, mit den Solenoconchen von demselben Stamme abgeleitet. Dass ich diese Ansicht nicht mehr aufrecht erhalte, wurde gleichfalls bereits hervorgehoben.

Pelseneer[1] lässt die Cephalopoden in dem von ihm aufgestellten Stammbaum schon unterhalb der Amphineuren als gesonderten Ast sich abzweigen. Plate[2] wird zu einer ähnlichen Auffassung geführt, dass die Cephalopoden »sich als ein selbständiger Seitenzweig aus der allen Mollusken gemeinsamen Wurzel entwickelt haben müssen«.

---

[1] Pelseneer, La classification générale des Mollusques, p. 22.

[2] Plate, l. c., S. 380.

Ich vermag mich dieser Auffassung nicht anzuschliessen, aus dem doppelten Grunde, erstens weil die Cephalopoden in Übereinstimmung mit den Lamellibranchiaten, Solenoconchen und Gasteropoden und im Gegensatze zu den Amphineuren eine ventrale Visceralcommissur besitzen, und zweitens wie die drei erstgenannten Molluskengruppen eine einheitliche Schale tragen. Durch diese beiden Gründe werde ich zu der Annahme geführt, dass die Cephalopoden mit den Stammformen der Gasteropoden, Solenoconchen und Lamellibranchier wahrscheinlich eine gemeinsame Wurzel besitzen, und demnach phylogenetisch jünger sind, als die Amphineuren. Es scheint mir aber keinem Zweifel zu unterliegen, dass der Cephalopodenstamm sich früh von dem zu den Prorhipidoglossen hinführenden Stamm abgezweigt hat. Als Beweise für die weit zurückreichende Selbständigkeit des Cephalopodenstammes brauchen nur die zahlreichen Besonderheiten des Cephalopodenkörpers ins Auge gefasst zu werden. Ob die Vierkiemigkeit von *Nautilus* auf die Vielkiemigkeit der Chitonen beziehbar ist, erscheint mir schwer zu entscheiden. Ich selbst sprach mich in Übereinstimmung mit v. Ihering[1] früher[2] allerdings dahin aus, dass die Vierkiemigkeit von *Nautilus* eine secundäre und die vordere Kieme dieses Thieres als neugebildet aufzufassen ist.

Stammbaum und System der Mollusken.

Ein Stammbaumschema des Molluskenstammes würde meiner Ansicht nach den heutigen Kenntnissen entsprechend, etwa wie Fig. 3 zeigt, aussehen.

Aus diesem Stammbaumschema lässt sich eine Änderung im Systeme der Mollusken ableiten.

Zunächst erscheint danach erforderlich, die *Amphineura* allen übrigen Mollusken gegenüberzustellen, wie dies auch Hatschek[3] thut, indem er alle Mollusken mit Ausnahme der Amphineuren in eine Gruppe der *Conchifera* zusammen-

---

[1] v. Ihering, Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Zeitschr. für wiss. Zoolog., 35. Bd., 1881.

[2] Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat etc. der Cephalopoden. S. 36.

[3] B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie, 1. Lieferung. Jena 1888, S. 40.

fasst. Es ergibt sich aber gemäss der Verästung dieses Stammbaumes als weitere Forderung, in der Gruppe der *Conchifera* die Cephalopoden mit Rücksicht auf ihre frühzeitige Trennung den übrigen Conchiferen gegenüberzustellen, welche wegen ihres wahrscheinlichen Ursprunges von gemeinsamen Stammformen (Prorhipidoglossen) in eine grössere Gruppe »*Prorhipido-*

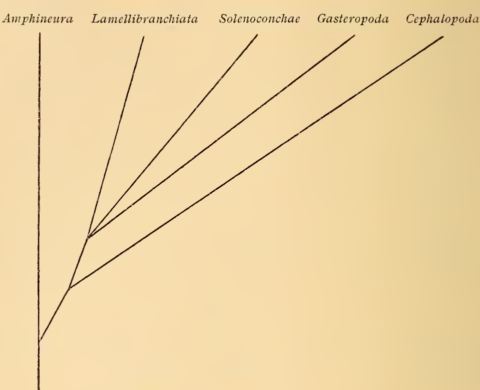


Fig. 3.

glossomorpha« zusammenzufassen wären. Das System der Mollusken würde dem Stammbaumschema entsprechend sich nachstehenderweise gestalten:

Typus: **Mollusca**

I. Subtypus: **Amphineura**

II. Subtypus: **Conchifera**

I. Classe: **Prorhipidoglossomorpha**

1. Subclasse: **Gasteropoda**

2. Subclasse: **Solenoconchae**

3. Subclasse: **Lamellibranchiata**

II. Classe: **Cephalopoda.**

Dieser Versuch eines Systems möge die theoretischen Betrachtungen dieses Aufsatzes abschliessen.